Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die Lösungsweise der Reservestoffe in den Zellwänden der Samen bei ihrer Keimung

von

Dr. **Adolf Rudolf Michniewicz,**

k. k. w. Gymnasiallehrer.

(Mit 2 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. Juni 1903.)

1. Endosperme der Monokotyledonen.

Unter allen Endospermen der Monokotyledonen, die ich betreffs der in ihren Membranen sich abspielenden Lösungsvorgänge zu untersuchen Gelegenheit hatte, ist dasjenige der *Iris*-Arten besonders geeignet, einen genaueren Einblick in die Veränderungen der Membran während der sukzessiven Keimungsstadien zu verschaffen. Ich wähle daher besagte Objekte zum Ausgangspunkte der Darstellung meiner die Monokotyledonen betreffenden Befunde. Letzteren liegt die Untersuchung mehrerer *Iris*-Arten zugrunde und zwar: *Iris fragrans* Salisb., *coelestina* Nutt. und *Pseudacorus* L. Im übrigen möchte ich noch bemerken, daß die Endospermmembranen aller untersuchten *Iris*-Arten während der Resorption ein in allen wesentlichen Punkten übereinstimmendes Verhalten erkennen lassen.

Iris sp. Im Ruhestadium kann an den mächtig verdickten, von ziemlich engen Porenkanälen durchsetzten Wänden des hornigen Endosperms die Differenzierung in eine Innenhaut (Fig. 3, *Ih*), die Mittelschichten und die Mittellamelle (Fig. 3, *Ml*) deutlich erkannt werden. Durch länger andauernde Tinktion mit sehr verdünnten Farbstofflösungen, z. B. Delafield's Hämatoxylin, Ranvier's Pikrokarmin u. a., läßt sich eine differente

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Intensität in der Färbung dieser drei Membrankomponenten derart erzielen, daß die Innenhäute und Mittellamellen von den minder stark tingierten Mittelschichten sich deutlich abheben. Man erhält auf diese Weise oft überraschend schöne Bilder des Verlaufes dieser Lamellen.

Das erste Anzeichen der beginnenden Resorption der Zellwandung gibt sich bei Betrachtung derselben von der Fläche aus in dem Auftreten einer äußerst feinen, erst bei stärkerer Vergrößerung deutlich sichtbaren Punktierung ganzer Zellwandareale zu erkennen (Fig. 1). Diese scharf umschriebenen Punkte stehen sehr dicht nebeneinander und heben sich wegen ihrer schwachen Lichtbrechung von der dichteren Umgebung scharf ab. Wenn dieselben in Fig. 1 dunkel auf hellerem Grunde gezeichnet erscheinen, so geschah dies hier nur darum, weil eben ihre Feinheit eine andere Darstellungsweise kaum durchführbar erscheinen ließ.

Der Schnitt, dem Fig. 2 entnommen wurde, gehörte einem Samen an, dessen Radicula ungefähr die Länge von 5 *mm* erreicht hatte. Schon mit freiem Auge ließ sich an dem Querschnitte durch diesen Samen erkennen, daß die Erweichungszone des Endosperms ziemlich weit gegen die Testa zu vorgerückt war. Der Querschnitt durch die Membran (Fig. 2) läßt unterhalb der völlig intakten Innenhaut *(Ih)* eine dünne Zone erkennen, die deutlich in stärker und schwächer lichtbrechende auf die Oberfläche der Innenhaut normal orientierte Streifen *(Cs)* differenziert erscheint.

Die Kombination des Flächen- und Durchschnittes ergibt somit das Vorhandensein von zylindrischen, mit der Achse zum Zellwandlumen normal gerichteten veränderten Membranpartien, die, von der Fläche der Zellwände aus betrachtet, ihre kreisförmigen Basen (Fig. 1, *Cq*), auf Schnitten durch die Membran ihre Seiten (Fig. 2, *Cs*) zeigen.

In Schnittpartien, die dem Zentrum des Samens näher lagen (Fig. 3), konnte weiters beobachtet werden, daß die Zylinder weiter wurden und an Länge gegen die Mittellamelle *(Ml)* hin zunahmen. In noch weiter zentralwärts befindlichen Zellen (Fig. 4) erscheinen die schwächer lichtbrechenden Membranstellen vergrößert, so daß man den Eindruck gewinnt, als

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

wären benachbarte miteinander verschmolzen. Diese Verschmelzung tritt uns mit ganz besonderer Deutlichkeit im Bereiche der Porenkanäle entgegen, so daß die Tüpfelschließhäute von hellen, unregelmäßig aber scharf konturierten »Höfen« *(H)* umgeben erscheinen. Zwischen denselben sind die unveränderten Membranpartien noch immer als ein zartes Netz *(N)*, dessen Maschen in der Folge allerdings immer weiter werden, zu sehen.

Die weitere Veränderung besteht darin, daß der netzartige Verband der stärker lichtbrechenden Teile der Membran aufgehoben wird und von diesem den Knotenpunkten des Netzes entsprechende Partien zurückbleiben (Fig. 5). Diese stellen jetzt in der Flächenansicht der Zellwand stärker lichtbrechende Punkte *(Sq)* auf lichterem Grunde, auf angeschnittenen Membranstellen Stäbchen *(Sl)* dar, die an ihrem proximalen Ende spitz zulaufen. Werden Schnitte, um ihren Zellinhalt zu entfernen, ausgepinselt, so lösen sich die Innenhäute und auch die veränderten Membranpartien leicht ab (Fig. 6) und man bekommt dann frei in das Lumen der Zelle vorragende Stäbchen zu sehen. Daß der Raum zwischen der Innenhaut und den stäbchenartigen Membranresten nicht leer, sondern von schwach lichtbrechender Substanz erfüllt ist, läßt sich (Fig. 5) an einer schwach angedeuteten Schichtung sowie daran erkennen, daß diese Membranpartien mit Hämatoxylin tingierbar sind.

Zellen, die zwar demselben Schnitte entstammten, aber dem Aufsaugungsorgane des Keimlings unmittelbar angelagert waren (Fig. 7), zeigten bereits kontinuierliche, schwächer lichtbrechende Säume *(Sm)* unter der Innenhaut ohne Andeutung einer stäbchenförmigen Differenzierung in dieser Membranpartie.

Schnitte aus einem Samen mit fast völlig resorbiertem Endosperm, dem ein 28 *mm* hoher mit einer 20 *mm* langen Wurzel ausgestatteter Keimling anhing, wiesen (Fig. 8) Zellen auf, die unveränderte Membranpartien *(IM)* entweder nur stellenweise und zwar dicht an der Mittellamelle in nur beschränkter Ausdehnung oder gar nicht mehr aufwiesen. Die Innenhäute und die beiden aneinander schließenden Häute

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

der Mittellamelle *(Ml)* sind jetzt in der hyalinen, deutlich geschichteten Partie *(VM)* besonders deutlich auch ohne Anwendung aller Reagenzien zu sehen. Die »Höfe« um die Tüpfel *(H)* waren bereits früher zu zweien oder dreien miteinander verschmolzen. Jetzt verschwinden sie überhaupt; die Tüpfel nehmen ihr ursprüngliches Aussehen wieder an. In der Flächenansicht erscheint die Membran nun wieder völlig homogen und gegen die nicht resorbierte Partie durch eine unregelmäßige, aber scharfe Linie *(Gr)* abgegrenzt.

Hierzu möchte ich noch bemerken, daß die veränderte Membranpartie nicht nur durch gesteigerte Pelluzidität, sondern auch noch durch den Verlust der Tingierbarkeit mittels Kongorot, die der intakten in hohem Maße eigen ist, charakterisiert erscheint. Bei Verwendung eines Gemisches von Kongorot und Hämatoxylin oder auch bei aufeinanderfolgender Behandlung desselben Schnittes mit diesen Reagenzien erhält man daher sehr schöne Doppeltinktionen der teilweise resorbierten Zellwände. Die intakten Partien erscheinen nähmlich rot, die hyalinen blau gefärbt.

In einem Samen, dessen Keimpflänzchen samt der Wurzel eine Länge von 18*cm* hatte, war das Endosperm durch radiale Risse bereits in Partien zerfallen. Die Substanz der Zwischenschichten (Fig. 9) erschien nunmehr völlig weggelöst, so daß jetzt die Innenhäute *(Ih)* als geschlossene Bälge innerhalb der viel dünneren und anscheinend unveränderten Mittellamellen zu sehen waren. Letztere befinden sich von Stelle zu Stelle im Kontakte mit stumpf lappigen Aussackungen der Innenlamellen, die, wie jetzt deutlich zu erkennen war, sich an der Bildung der Tüpfelschließhäute beteiligen. Die leichte Verschiebbarkeit der Innenhaut nach vollendeter Resorption der Mittelschicht (Fig. 9, *V*), ferner der Umstand, daß durch Anwendung von Tinktionsmitteln keinerlei Färbung in dem von den restierenden Häuten eingeschlossenen Raume bewirkt werden konnte, scheint darauf hinzuweisen, daß letzterer leer oder von einem sehr substanzarmen, wasserreichen Membranbestandteil erfüllt ist.

Aus obigem würde also hervorgehen, daß bei der Resorption der Mittelschichten zwei differente Vorgänge ineinander greifen, die in bestimmten Strukturen ihren Ausdruck finden

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

und daher mit einer Verquellung nicht identifiziert werden dürfen, zumal der ganze Vorgang ohne namhafte Volumvergrößerung verläuft.

Die Auflösungsweise des Irisendosperms und zwar die von *Iris Pseudacorus* war auch Gegenstand der Untersuchungen Reiss' und wird von ihm als eine Kombination von Korrosion und Abschmelzen dargestellt. Nach seiner Behauptung sollten schließlich nur die Mittellamellen ungelöst verbleiben. Seine Angabe, daß die Innenlamelle an den Spitzen der »Korrosionszähne«, die im obigen als Stäbchen bezeichnet wurden, haften bleibe, sucht er in nicht zutreffender Weise dahin zu deuten, »daß die scheinbaren Innenlamellen nur die vorübergehend sichtbaren Grenzlinien der bei den intakten Zellen aufeinanderfolgenden Verdickungsschichten sind....« (7, p. 23).

Asparagus officinalis L. Dieses Endosperm läßt im Ruhezustande die Zusammensetzung aus Innenhäuten, Mittelschichten und Mittellamellen ohne Anwendung von Reagenzien nur schwer erkennen. Tagelange Tinktion mit sehr verdünnten Farbstofflösungen (z. B. Methylviolett) führt auch hier zu überraschend schönen Differenzierungsfärbungen. Jodjodkaliumlösung läßt die Zwischenschichten pfirsichblütrot, Chlorzinkjodlösung rosa, Jodtinktur braun erscheinen.

Ein Vergleich der Fig. 10 bis 12 mit den für *Iris* dargestellten Befunden ergibt eine völlige Übereinstimmung der betreffenden Vorgänge. So sehen wir in den ersten Keimungsstadien die Anfänge der Hyalinisierung in der Flächenansicht, an vom Schnitte getroffenen Wandpartien und im Bereiche der Tüpfelkanäle in ähnlicher Weise auftreten, wie dies Fig. 1 bis 4 für *Iris* darstellen. Fig. 10 zeigt die Stäbchen in der Oberflächen- *(Sq)* und Durchschnittsansicht *(Sl)*; geradeso wie bei *Iris* reichen sie hier bis an die Innenhaut. Recht häufig wurden auch zu Gruppen vereinigte oder auch ganz isoliert auftretende hyaline Membranpartien von Muldenform (Fig. 11, *Cs*) knapp unter der Innenhaut vorgefunden. Die Grenzlinie der veränderten und nicht völlig hyalinisierten Membran war oft deutlich gezackt und serpentinenartig hin und her gebogen (Fig. 11, *Gr*). In Fig. 12 ist die Verschmelzung der Höfe im Bereiche der Tüpfel zu je zweien oder dreien zu beobachten. Das End-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

stadium entspricht durchaus dem bei *Iris* (Fig. 9) ermittelten Befunde.

Reiss hatte (7, p. 18 bis 20) die Keimungsgeschichte von *Asparagus officinalis* ebenfalls studiert. Er beobachtete aber weder die Punktierung der Membran noch die »Korrosionsstacheln«; auch ist ihm die Hofbildung um die Tüpfel herum entgangen. All dies ist eben nur in den Anfangsstadien der Keimung vorzufinden. Das Endstadium der Auflösung, das er in Fig. 2*e* darstellt, stimmt mit dem von mir ermittelten völlig überein.

Wenn Reiss nichtsdestoweniger für *Asparagus* einen von *Iris* verschiedenen Resorptionstypus, nämlich eine »intralamellare Lösung« aufstellt, so beruht dies sowohl auf dem Übersehen der ersten Auflösungsstadien als auch der schon oben erwähnten, nicht zutreffenden Deutung der betreffenden Vorgänge bei *Iris*.

Phoenix dactylifera L. An dem Endosperm des ruhenden Samens gelang es zunächst durch die schon oben erwähnte lang andauernde Behandlung mit sehr verdünnten Farbstofflösungen (besonders Delafield's Hämatoxylin) nachzuweisen, daß die Innenhaut den Tüpfelkanal vollständig auskleidet und an der Bildung der Schließhaut teilnimmt. In Bezug auf diesen Punkt befinde ich mich nicht in Übereinstimmung mit Strasburger, welcher angibt, daß »die Auskleidung des Tüpfelkanals nachweislich von den Rändern vieler aufeinanderfolgender Lamellen gebildet«[1] wird. Reiss scheint hingegen (7, p. 17) der Schließmembran keine ganz zutreffende Deutung gegeben zu haben. Er sagt nämlich, daß die Mittellamelle nur als Schließmembran der überaus deutlichen Tüpfel sichtbar hervortritt. Ich finde, daß nach der Tinktion mit Hämatoxylin oder Methylviolett die beiden sich an der Bildung der Schließhäute beteiligenden Platten (Fig. 16, *Iht*) der Innenhaut besonders intensiv gefärbt hervortreten. An frischen Schnitten ist die Mittellamelle ohne Anwendung von Reagenzien nicht oder nur sehr undeutlich wahrzunehmen, wie dies Reiss bereits (7, p. 17) gegen Sachs (1, p. 243) hervorgehoben hat.

---

[1] Strasburger, Bau und Wachstum der Zellhäute. Jena 1882, p. 23.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die ersten, von den bisherigen Beobachtern übersehenen Auflösungsstadien bieten sich nur beim Beginn der Keimung der Beobachtung dar. Sie stellen (Fig. 13) dicht gedrängte (*Cq*), später oft reihenweise verschmelzende Punkte vor. Auch für *Phoenix* ist das Auftreten sehr großer hyaliner Höfe (Fig. 14 *H*, Fig. 15 H_1) um die Tüpfel charakteristisch; hie und da lassen letztere auf ihrer Area netzförmige Zeichnungen (Fig. 15 H_1) erkennen. Die Grenze zwischen bereits veränderten und intakten Membranpartien ist auch hier durch eine unregelmäßig verlaufende Linie markiert (Fig. 14 *Gr*). Auf Durchschnitten ist zu konstatieren, daß die Hyalinisierung der Membran im Bereiche der Tüpfel entlang der Mittellamelle rascher fortschreitet als an den äußeren Partien der Verdickungen (Fig. 17 *H*). Hieraus erklärt sich das Zustandekommen der ausgedehnten ringförmigen Höfe im Umkreise der Tüpfel ohneweiters. Membranpartien wie die in H_1 (Fig. 17) dargestellten müssen in der Oberflächenansicht genetzte Höfe (Fig. 15 H_1) zur Ansicht darbieten. Die korrespondierenden Hälften einer Membran weisen oft (Fig. 18) betreffs der Hyalinisierung recht bedeutende Unterschiede auf.

In späteren Keimungsstadien findet man die Ränder der Zellwände ähnlich beschaffen, wie dies Reiss (7, Fig. 1 *a* bis *f*) und Grüss (11, Taf. 1, Fig. 7) als den Anfang der Resorption darstellen. Jetzt weisen nämlich diese Wände auf Schnitten schwächer lichtbrechende Säume (Fig. 19 *Sm*) auf, die, an Mächtigkeit immer zunehmend (Fig. 20), schließlich die Mittellamelle erreichen (Fig. 21). In diesem Stadium erscheinen die Tüpfel wieder »unbehöft«, wie vor Beginn der Keimung. Jetzt tritt auch eine Schichtung in den Membranen mit solcher Deutlichkeit auf, daß die einzelnen Lamellen leicht gezählt werden können.

Später (Fig. 22) verquellen die Mittelschichten der Membran vollständig. Sie ist wieder durchaus homogen wie im ruhenden Samen, läßt aber auch ohne Anwendung von Reagenzien die Mittellamelle mit größter Deutlichkeit erkennen. An der letzteren kann hie und da eine Spaltung in zwei Blätter konstatiert werden. Die Mittelschichten verhalten sich jetzt Farbstoffen gegenüber anders als im unveränderten Zustande. Mit Delafield's

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Hämatoxylin sind sie jetzt in höherem Maße tingierbar. Sehr charakteristisch ist auch für sie nunmehr die intensive Färbung, die sie nach vorangehender Behandlung mit Kalilauge bei Tinktion mit Kongorot annehmen. Chlorzinkjodlösung färbt die unveränderten Verdickungsschichten blaß rosa, die hyalinen trüb purpurn. Grüss fand (11, p. 5), daß Alkali-Alizarin nur die unveränderte Membran färbt. Dieses unterschiedliche Verhalten der Membran in ihren intakten und hyalinen Partien ist namentlich dann sehr auffallend, wenn die Membran sich im Stadium der Hofbildung (Fig. 15) befindet.

Die bisher lückenlos zusammenschließenden Endospermzellen weichen nun infolge ihrer Abrundung an den Kanten auseinander. Sie isolieren sich oft völlig unter Spaltung der Mittellamelle in zwei Häute. Der Kollaps derselben tritt infolge ihrer Entleerung und des Druckes durch den nachrückenden Fuß ein. Die völlig verquollene Substanz der Mittelschichten wird von ihm aufgesaugt, so daß nur die Mittellamellen und Innenhäute ungelöst verbleiben. Es gelingt, diese letzteren trotz ihrer ausnehmenden Zartheit durch Tinktion unter Deckglas mit größter Deutlichkeit als Ganzes (Fig. 23) zur Anschauung zu bringen. Als allseitig völlig geschlossene Bälge geben sie die innere Gestalt der Zellen, die jetzt leicht überblickt werden kann, getreu wieder. An Stelle der ehemaligen Tüpfelkanäle sind noch distal sich erweiternde, von etwas stärker tingierbaren Platten quer abgeschlossene Röhren von verschiedenem Durchmesser bemerkbar. Solche Präparate bestätigen unzweideutig die schon im Ruhezustande des Samens betreffs der Kontinuität der Innenhaut gemachte Beobachtung. Es gelingt, die Isolierung der Innenhäute auch künstlich und zwar durch lang andauernde Behandlung der Membran mit recht verdünnten Quellungsmitteln, z. B. Kalilauge, herbeizuführen, wie dies bereits seit langem von Wiesner[1] für die Hanffaser, die Markstrahlenzellen von Koniferen, die Sklerenchymelemente

[1] Man vergleiche insbesondere: Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut (diese Sitzungsber., Bd. 93 [1886], p. 44 ff.) und Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 4. Auflage. Wien 1898, p. 33 und Fig. 24, 28.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

des Korkgewebes und viele andere Objekte, namentlich bei Anwendung von Chlorwasser nachgewiesen worden ist.

Abgesehen von den Angaben Sachs' (1), der bloß ein Aufquellen der Verdickungsschichten konstatierte, beschäftigten sich noch Reiss (7, p. 15 bis 18) und Grüss (11, p. 2 ff.) eingehender mit dem Lösungsprozeß in den Wandverdickungen. Reiss kommt zu dem Endergebnisse, daß es sich hier um ein schichtenweise distalwärts stattfindendes »Abschmelzen« der Zellwände handelt. Der Innenlamelle, die in anderen Fällen genau beachtet wird, geschieht hier weder bei Betrachtung des ruhenden Endosperms noch auch bei Besprechung der Resorptionsvorgänge Erwähnung. Schließlich sollen nur die Mittellamellen intakt verbleiben. Grüss, dem es mehr um die chemische Seite der Vorgänge zu tun war, faßt sie als eine fraktionierte Auflösung des Gemisches der beiden Hemizellulosen, nämlich des Mannans und Galaktans, auf. Durch Tinktion mit Alkali-Alizarin konnte er nachweisen, daß das Galaktan vom Lumen der Zellen aus in die anfangs nur aus Mannan bestehenden Zellwandungen bei der Reifung des Samens infiltriert wird, um bei der Keimung auch zunächst gelöst zu werden. Diesen Vorgang des Herauslösens eines Zellwandbestandteiles aus einem Gemische unter gleichzeitiger Änderung der chemischen Konstitution des gelösten Stoffes hat Grüss bereits früher (9) als »Allöolyse« bezeichnet. Nach Auffassung Grüss' folge dann noch die Hydrolysierung des Mannans.

Die Resultate meiner Untersuchungen betreffs *Phoenix* lassen sich also mit den Befunden von Reiss keineswegs in Einklang bringen; sie liefern vielmehr die morphologische Ergänzung der Angaben von Grüss. Hiermit fällt aber auch der dritte von Reiss aufgestellte Typus der Zellwandlösung, welcher als »Resorption der Zellwand durch Abschmelzen« aufgefaßt wird.

Allium Cepa L. Auch in diesem Falle verläuft die Resorption unter analogen Modalitäten wie in den früher in Betracht gezogenen Objekten. Es kann diesbezüglich Reiss (7, p. 20 bis 22) — die ältere Arbeit von Sachs (2) führt zu keinem abschließenden Resultate — bis auf zwei Punkte recht gegeben werden. Zunächst ist nämlich der Raum zwischen den Stäbchen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

nicht leer, wie Reiss angibt, sondern mit einer sehr schwach lichtbrechenden Substanz erfüllt. Ferner übersah Reiss auch die leicht ablösbare Innenhaut in den stärker verdickten Endospermzellen aus dem Innern des Samens. Seine Fig. 2*a* dürfte sich auf die äußeren dünnwandigen Zellagen bezogen haben. Dem gegenüber stellt Elfert (10, p. 11 bis 14) 7 Jahre später die Resorption der Verdickungsschichten ähnlich dar, wie dies Reiss für *Phoenix* angenommen hatte, nämlich als Abschmelzen der Membran vom Lumen der Zelle her. Er beobachtet zwar die Anfangsstadien der Allöolyse, behauptet aber in keineswegs zutreffender Weise, daß sie »vor allen Dingen niemals durch die Keimung bedingte Erscheinungen« sind, sondern schon in ungekeimten Samen vorfindbare »weniger verdichtete Partien in der Zellulosewandung« darstellen.

Anthericum liliastrum L. und **Funkia lancifolia** Spreng. Die an diesen Objekten ermittelten Befunde stimmen mit den vorhin dargelegten überein. In Fig. 24 ist die im Anfange der Keimung sehr deutliche Stäbchenbildung bei *Anthericum* zu sehen. Fig. 25 illustriert analoge Zustände für *Funkia*. Da bei Herstellung des betreffenden Schnittes die Innenlamelle abgelöst wurde und die darunter befindliche hyaline Partie der Mittelschichten verquoll, waren am betreffenden Präparate die frei hervorragenden stäbchenartigen Membranreste in der Flächenansicht ganz deutlich zu sehen.

Analoge während der Resorption von Membranen der Reservestoffbehälter zustande kommende Differenzierungen haben bereits Tangl's Untersuchungen (5, p. 99 bis 104) über den Auflösungsprozeß der Verdickungsschichten der Aleuronzellen von Gramineen *(Secale cereale* L., *Triticum vulgare* L., *Zea Mays* L. und *Hordeum vulgare* L.*)* ergeben. Da die betreffenden Untersuchungen bereits im Jahre 1885 erschienen sind, muß es befremden, daß weder Reiss (7) noch Elfert (10) hievon Notiz genommen hatten.

Leider war es mir nicht möglich, die Angaben Elferts betreffs *Arum italicum* Lam. und *maculatum* L. (10, p. 9 bis 11) sowie *Polygonatum latifolium* (10, p. 14 bis 16) zu überprüfen, da die von mir ausgesäten Samen dieser Arten nicht auskeimten.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Aus Gründen der Analogie wäre auch anzunehmen, daß die Allöolyse auch bei *Tamus* nur auf die Mittelschichten beschränkt bleibt und daß nach Abschluß derselben Innenhäute und Mittellamellen erhalten bleiben. Inwieweit diese Auffassung zutrifft, könnte erst auf Grund umfassenderer Untersuchungen entschieden werden, da die bisher vorliegenden, durch Gardiner (12, p. 106 bis 107) ermittelten Befunde nur die Anfangsstadien der bei dem fraglichen Objekt in abweichender Weise und zwar zentripetal von der Mittellamelle aus fortschreitenden Allöolyse betreffen.

2. Endosperme der Dikotyledonen.

Über den Lösungsproceß der Zellwandungen in den Endospermen der Dikotyledonen liegen nur Angaben betreffs *Cyclamen europaeum* L. und *Foeniculum officinale* All. vor, wenn von den Schleimendospermen abgesehen wird, die, hier überhaupt nicht weiter berücksichtigt, von Nadelmann (8) betreffs der Lösungsweise bei der Keimung näher untersucht worden sind. Es mußte sich also hier zunächst darum handeln, festzustellen, ob den verdickten Endospermzellwänden ganz allgemein die Aufgabe zukomme, Reservestoffe für die Keimung zu speichern. Es wurden daher Samen einer größeren Anzahl von Arten verschiedener Familien nach der fraglichen Richtung untersucht. Es gelang, eine Allöolyse in den Samen folgender Dikotyledonen zu konstatieren:

1. **Ribesiaceae:**

Ribes rubrum L.

2. **Umbelliferae:**

Archangelica officinalis, Hoffm.,
Carum carvi L.,
Conium maculatum L.,
Coriandrum sativum L.,
Daucus carota L.,
Foeniculum officinale All.,
Levisticum officinale K.,
Sanicula europaea L.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

3. Celastrineae:

Evonymus europaeus L.

4. Ampelideae:

Ampelopsis hederacea W.

5. Ranunculaceae:

Aquilegia glandulosa Fisch.,
Actaea spicata L.,
Clematis integrifolia L.,
Clematis iubata Bisch.,
Nigella sativa L.

6. Berberideae:

Berberis vulgaris L.

7. Primulaceae:

Primula veris L. var. *elatior* Jaqu.

8. Solanaceae:

Capsicum annuum L.,
Datura stramonium L.,
Hyoscyamus niger L.,
Physalis Alkekengi L.,
Solanum dulcamara L.

9. Oleaceae:

Ligustrum vulgare L.

10. Polemoniaceae:

Phlox.

11. Hydrophyllaceae:

Nemophila maculata Benth.

12. Caprifoliaceae:

Lonicera tartarica L.,
Viburnum opulus L.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

13. **Rubiaceae:**

Asperula ciliata Roch.,
Asperula odorata L.,
Gallium mollugo L.

Die Allöolyse geht bei diesen Dikotyledonen in einer für jede Gattung durch gewisse Verschiedenheiten charakterisierten Weise vor sich. Im folgenden seien einige der betreffenden Fälle ausführlicher dargestellt.

Clematis iubata Bisch. Die Endospermzellen schließen im Ruhezustande (Fig. 26) lückenlos zusammen. Die äußerst feinen Mittellamellen sind erst nach Anwendung von Reagenzien sichtbar. Die allöolysierten Membranpartien bilden oft die Maschen eines Netzes (Fig. 27), so daß Tüpfelbildung vorgetäuscht wird. Die Stäbchen, die hier mit einer Deutlichkeit wie bei keiner der früher dargestellten Arten beobachtet werden können (Fig. 28), sind auch nach den Interzellularen, die sich erst im Verlaufe der Keimung einstellen, gerichtet. Sie reichen schließlich bis zur Mittellamelle und sind im ganzen Verlaufe von annähernd gleicher Dicke. Nach vollendeter Hyalinisierung auch dieser stäbchenartigen Partien der Mittelschichten werden die Endospermzellen durch die heranwachsenden Kotyledonen bis zum völligen Schwunde des Zellumens zusammengepreßt, wobei gleichzeitig ein Aufbrauch der nunmehr dünngallertige Beschaffenheit aufweisenden Mittelschichten an der Annäherung der Innenhäute benachbarter Zellen festgestellt werden kann. Diese letzteren büßen (Fig. 29) erst nach völliger Zusammendrückung der betreffenden Zelle ihre straffe Kontur ein und werden wellig. Die Persistenz der Mittellamelle läßt sich durch Tinktionen außer allem Zweifel stellen. Schließlich ist das Endosperm zu einem dünnen, braunen, aus verschrumpften Innen- und Mittellamellen bestehenden Häutchen geworden, das in der Samenschale verbleibt.

Viburnum opulus L. Die intakten Membranpartien sind nach bereits weiter vorgeschrittener Allöolyse der Wände als baumartig verzweigte Figuren von der Fläche aus leicht von den veränderten Membranteilen zu unterscheiden (Fig. 30). Diese Gebilde lösen sich später (Fig. 31) in inselförmig in der hyalinen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Wand verteilte Stäbchen auf. Der Querschnitt zeigt letztere sehr oft an korrespondierenden Stellen der benachbarten Zellen gemeinsamen Membran. Späterhin erscheint die Mittelschicht ganz hyalin.

Foeniculum officinale All. Die Stäbchenbildung ist nur undeutlich, da die in dichter Anordnung befindlichen hyalinen Partien sehr früh miteinander verschmelzen. Diese Punktierung ist übrigens bei *Foeniculum* auch von Reiss bereits erwähnt worden (7, p. 24, Anm. 3), ohne daß er jedoch dieser Differenzierung eine bestimmte Deutung gegeben hätte. In den völlig allöolysierten Mittelschichten ist die Mittellamelle durch Tinktionen allerdings nicht leicht nachzuweisen, aber stets vorhanden. Die Angabe von Reiss (7, p. 25), daß die Mittellamelle resorbiert wird, trifft daher nicht zu. Der weitere Resorptionsvorgang ist von dem für *Clematis* dargestellten nicht verschieden. Es läßt sich also der von Reiss (l. c.) für *Foeniculum* aufgestellte Typus der Endospermlösung durch »intralamellare Verflüssigung« nicht aufrechterhalten.

Cyclamen europaeum L. Nach Reiss (7, p. 29 bis 31) soll der Resorptionsmodus des Endosperms von dem bei *Iris* nur dadurch verschieden sein, daß bei *Cyclamen* die Innenhaut erhalten bleibt. Da dies, wie im vorangehenden dargelegt wurde, für das Irisendosperm zutrifft, so ergibt sich hieraus eine völlige Übereinstimmung in bezug auf das Verhalten der Membranen bei der Keimung. Von Elfert (10, p. 17 bis 21) wurde die Resistenz der Innenlamelle in Abrede gestellt. Da er sich in analogem Sinne betreffs der Innenhaut von *Allium* äußert und diese Angabe, wie aus dem Vorangehenden hervorgeht, nicht zutrifft, so glaube ich, daß auch die von Elfert für *Cyclamen* gegebene Deutung dem wirklichen Sachverhalte nicht entspricht.

3. Hypogäische Kotyledonen.

Tropaeolum majus L. Die beiden Kotyledonen eines Keimlings sind bekanntlich an Größe und Gestalt verschieden; sie umschließen den achsial gelegenen und dem Funiculusende genäherten Embryo fast allseitig bis auf einen dem Hilum genäherten Spalt.

Die in der Literatur betreffs des Resorptionsmodus der Kotyledonarmembranen vorliegenden Angaben sind ziemlich

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

dürftiger Natur. Hartig[1] beobachtet eine Verflüssigung der ganzen Wand außer der Mittellamelle. Frank (3, p. 177 bis 178) konstatiert eine Auflösung der Membran durch »Korrosion«, d. h. unter Bildung nahe beieinander liegender, distalwärts vorrückender Lochgruppen. Hierbei fände eine Erweiterung der Tüpfel statt. Reiss (7, p. 25 bis 27) hält den Lösungsvorgang ebenfalls für »Korrosion«. Grüss (9, p. 5) stellt ähnlich wie bei *Phoenix* auch bei *Tropaeolum* die Allöolyse fest.

Zu eigenen Beobachtungen übergehend, möchte ich zunächst hervorheben, daß die Angabe Reiss' betreffs der Tüpfelung nicht zutrifft. Er behauptet (7, p. 26), daß benachbarte Zellen von *Tropaeolum majus* nur durch ein bis zwei Tüpfel miteinander in Verbindung stehen. Wenn er auch selbst in einer Fußnote diese Behauptung dahin ergänzt, daß mehr als zwei Tüpfel selten in derselben Schnittebene liegen, so kann man auch dies nicht bestätigen. In bezug auf Tüpfelung macht sich nämlich ein wenn auch nicht scharf ausgesprochener Unterschied zwischen den zur Kotyledonaroberfläche annähernd parallelen (Fig. 32, *PW)* und den anderen Zellwandflächen bemerkbar. Die ersteren sind ihrer Kleinheit zufolge mit wenigen Tüpfeln ausgestattet, die anderen enthalten deren oft über zwanzig. Es fallen auch meist mehr als zwei, ja selbst vier bis sechs von ihnen auf eine Schnittebene, wie übrigens Reiss selbst in Fig. 6*a* an einer Zellwandfläche vier Tüpfel im Schnitte zeichnet.

Ebenso ist bisher von keinem Autor der Innenhaut (Fig. 32, *Ih*) gedacht worden, die auch hier die innere Auskleidung der Zellwand bildet und schon an und für sich unschwer zu beobachten ist, aber durch lang andauernde Färbung mit überaus verdünnten Farbenreagenzien noch deutlicher gemacht werden kann. Namentlich treten ihre an der Bildung der Schließhaut beteiligten Partien (Fig. 32, *Ih t*) bei Anwendung von Pikrokarmin oder Delafield's Hämatoxylin scharf rot gefärbt hervor, welches Verhalten dem bei *Phoenix* beobachteten analog ist. Von der Fläche aus gesehen, erscheinen daher die Tüpfel auf blaß rosigem, beziehungsweise bläulichem Grunde scharf rot,

[1] Entwicklungsgeschichte des Pflanzenkeims. Leipzig 1858.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

respektive dunkelblau tingiert. Jodjodkaliumlösung färbt die Mittelschichten in den ruhenden Kotyledonen intensiv blau, die Innenhaut und Mittellamelle rötlich, so daß dabei die Tüpfel auf dunkelblauem Grunde sich durch rötliche Färbung deutlich abheben. Mit Kongorot lassen sich distinkte Färbungen der drei Lamellen derart erzielen, daß die Tüpfel auf ziegelrotem Grunde blaß rosa gefärbt erscheinen.

Interessant ist das Verhalten lufttrockener oder möglichst entwässerter Schnitte bei Behandlung mit Chlorzinkjodlösung (Fig. 33). Jetzt bleiben nämlich Mittellamellen und Innenhäute farblos, während die Mittelschichten in zwei scharf gesonderte Teile zerfallen, von denen der distale sich bläulich, der proximale kirschrot färbt. An den Kantenverdickungen sind daher an Schnitten mondsichelförmige, an den Zellflächen bandartige, in die Tüpfelkanäle hakig einbiegende Streifen zu sehen. Dieses Verhalten erinnert an die von Frank (3, p. 176 und Taf. XVI, Fig. 18) nach der Behandlung mit Jod und Schwefelsäure ermittelten Befunde. Doch ist die nach Frank sich blau färbende Schicht hier gerade untingiert. Bei Wasserzufuhr geht diese Differenzierung verloren, indem sich die Mittelschichten schwarzblau färben. Diese Zusammensetzung aus zwei distinkten Lagen tritt übrigens schon an länger in Glyzerin liegenden Schnitten (Fig. 34) hervor.

Die Mittellamelle, die in ihrer ganzen Kontinuität auch ohne Anwendung von Reagenzien zu sehen ist, läßt stellenweise eine Zusammensetzung aus zwei Lamellen (Fig. 32, *Sp*) erkennen. Die in den Kantenverdickungen auftretenden Interzellularen sind während der Ruheperiode des Samens mit einer gelblichen, stark lichtbrechenden Substanz erfüllt (Fig. 32, *Is*). Letztere verquillt im Wasser sehr leicht und verschwindet schon während der ersten Keimungsstadien.

Die ersten Andeutungen der Allöolyse sind wiederum, auf Flächenansichten (Fig. 35) betrachtet, als eine recht deutliche Punktierung der Zellflächen und zahnartige Besäumung der Tüpfel zu beobachten. Nach Tinktion mit Jodtinktur heben sich die Stellen um die Tüpfel als gelbliche Sterne auf schwarzblauem Grunde deutlich ab. Die Vergrößerung und das teilweise Verschmelzen dieser Punkte zeigt Fig. 36. Die Tüpfel sind hier

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

bereits mit weiteren, scharf begrenzten und buchtig ausgenagten hyalinen Zonen umgeben, ganz analog wie bei den vorhin betrachteten Monokotyledonen. Frank hielt sie (3, p. 177) für wirkliche Erweiterungen der Tüpfel und Reiss und Grüss erwähnen ihrer überhaupt nicht. Diese Stadien sind eben nur an sehr jungen Keimlingen vor dem Hervortreten der Plumula zu sehen. Einen Schnitt durch die Kotyledonen einer solchen Keimpflanze stellt Fig. 37 dar. Da kann nun mit aller nur gewünschten Deutlichkeit wahrgenommen werden, daß die minder lichtbrechenden Partien *(Cl)* distal von der Innenhaut liegen, diese also völlig intakt bleibt. Wie die Tingierbarkeit dieser Membranteile beweist, sind dies nicht leere Räume, wie aus den Darstellungen von Frank (3) und Reiss (7) zu folgern wäre. Diese Ansicht hat übrigens bereits Grüss (11, p. 5) widerlegt. Die allöolysierten Membranpartien setzen mit breiter Basis an die Innenhaut an, verlaufen weiterhin sich verschmälernd mit bogiger Begrenzung in die intakten Teile der Wand. Diese Struktur macht sich zunächst an dem Nabelende der Kotyledonen bemerkbar und setzt sich von hier rasch gegen die Keimblattspitze fort. Nicht immer sind diese Strukturen in den Membranen benachbarter Zellen gleichmäßig ausgebildet (Fig. 38), ja selbst an derselben Zellwand sind sie von verschiedener Weite und an ihrem Distalteil zugespitzt oder zierlich gerundet. Die zwischen den hyalinen Membranpartien befindlichen, vorläufig noch intakten Wandteile sind nach Art von Strebepfeilern normal auf die Innenhaut orientiert. Die in Fig. 38 links dargestellte Struktur der teilweise allöolysierten Membran mit säulenförmigen Pfeilern ist weit häufiger als diejenige, welche die rechte Seite dieser Figur zur Anschauung bringt. Fig. 42 zeigt die Verschiedenheit der Struktur dreier zusammenstoßender Kantenverdickungen im Stadium ihrer Hyalinisierung. Nicht selten sind übrigens neben stark angegriffenen Membranabschnitten auch völlig intakte zu finden.

Die Wölbungen der allöolysierten Membranpartien erreichen bald die Mittellamellen, woraus sich die in Fig. 43 links dargestellte Struktur ergibt. Die stäbchenartigen Residuen der zum größten Teile bereits hyalinisierten Membran verlaufen anfänglich ohne Unterbrechung ihrer Kontinuität zwischen der

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Innenhaut und Mittellamelle, worauf allmähliche Allöolyse derselben von proximalem Ende aus bis zum völligen Verschwinden stattfindet.

Diesem Stadium entspricht in der Flächenansicht der rechte Teil der Fig. 43, wo besagte Stäbchen als Punkte sichtbar sind. In der Umgebung der Tüpfel erscheinen sie zuweilen sternartig gruppiert. Daß jedoch dieser Verlauf der Resorption nicht immer strenge eingehalten wird, ergibt sich aus den in Fig. 39, 40 und 41 dargestellten Befunden.

Nach der Allöolyse der Stäbchenpartien erfahren die Membranen keine weiteren Strukturänderungen. Reiss hatte aber (7, p. 27) eine nachträgliche Verdünnung der Wände zu beobachten geglaubt. Seine Fig. 6*b* und 6*c* beziehen sich jedenfalls nur auf die weniger verdickten subepithelialen Zellen, wie aus der Kleinheit der Interzellularen geschlossen werden kann. Die scharfe Linie, die Reiss (l. c.) als Mittellamelle auffaßt, ist nur der Spalt zwischen den beiden Häuten derselben. Wenn er schließlich behauptet: »Auffällig ist hierbei (d. h. im Endstadium) das völlige Verschmelzen der Tüpfel«, so trifft auch dies keineswegs zu, da diese mit größter Deutlichkeit, ohne an Größe zu- oder abgenommen zu haben, auch in von Pilzhyphen durchwucherten, also sichtlich in Zerfall begriffenen Membranen zu beobachten sind.

4. Epigäische Kotyledonen.

Lupinus. Das Verhalten der verdickten Zellwände im Mesophyll der epigäen Kotyledonen während der Keimung war bereits für Nadelmann (8, p. 62 bis 64) und Elfert (10, p. 1 bis 9) Gegenstand eingehender Untersuchungen. Nadelmann gibt für *Lupinus angustifolius* L. an, daß sich bei der Auflösung der »sekundären Verdickungsschichten zunächst Risse bilden und daß dann Korrosion und Abschmelzen eintritt«. — Elfert zählt die Samen der drei von ihm untersuchten Arten: *Lupinus angustifolius* L., *albus* L. und *luteus* L. zu denjenigen, deren verdickte Zellwände nicht aus Reservestoffen bestehen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

E. Schulze und E. Steiger[1] kommen auf Grund der chemischen Analyse ruhender und gekeimter Samen von *Lupinus luteus* zu Resultaten, die sie veranlaßten, sich an Cramer um die mikroskopische Untersuchung dieser Samen betreffs der Veränderungen während der Keimung zu wenden. Cramer stellte, wie Schulze[2] angibt, auf Grund der mikroskopischen Untersuchung fest, daß bei der Keimung ein Aufbrauch der Membran stattfindet, ohne jedoch Näheres über den Resorptionsmodus anzugeben. Die vorliegenden, sich widersprechenden Angaben veranlaßten eine Nachuntersuchung, deren Resultate im folgenden mitgeteilt werden. Die darzustellenden Befunde beziehen sich hauptsächlich auf *Lupinus albus*, wobei *Lupinus angustifolius* nur betreffs einzelner Stadien spezieller berücksichtigt wurde.

Es hebt bereits Elfert (10, p. 1, 2, 6, 8) es hervor, daß die Zellwand die Zusammensetzung aus Innenhaut, Mittelschichten und Mittellamelle deutlich erkennen läßt. Aus seiner Darstellung ergibt sich jedoch keineswegs ein klares Bild der Formverhältnisse der betreffenden Zellen. Sein Vergleich derselben mit einer ellipsoidischen Schachtel (10, p. 4) ist unverständlich und dies gilt auch von seiner Behauptung, daß zweierlei Tüpfel in einer Zellwand vorkommen. Er sagt nämlich: »Es finden sich außer den Poren, die man im Profil der Zellwandung erblickt, bereits in ruhenden Samen in den von der Fläche gesehenen Zellwänden langgestreckte, die ganze Wand in querer Richtung durchsetzende Poren, welche in den meisten Fällen mit zahlreichen Stärke- und Aleuronkörnern überlagert sind..., weshalb sich die Poren sehr leicht der Beobachtung entziehen« (l. c., p. 4). In Wirklichkeit handelt es sich um langgestreckt polyedrische Zellen (Fig. 44, ein Längsschnitt), deren längste Durchmesser gegen die Keimblattoberfläche größtenteils normal gerichtet sind. Sie weisen an den Kanten auffallende, in das Zellumen vorspringende

[1] Untersuchungen über die stickstoffreien Reservestoffe der Samen von *Lupinus luteus* und die Umwandlungen derselben während des Keimungsprozesses. Landw. Versuchsstat., Bd. 36, p. 392 bis 476.

[2] Über die Zellwandbestandteile der Kotyledonen von *Lupinus luteus* und *Lupinus angustifolius* und über ihr Verhalten während des Keimungsvorganges. Ber. der Deutschen botan. Gesellschaft, Bd. 14, p. 67 und 71.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Verdickungen auf, die an die Ausbildung kollenchymatischer Gewebe erinnern. Fig. 44 stellt links Querschnitte durch die Kantenverdickungen, rechts unten eine derselben im Längsschnitte, oben eine von der Seite betrachtet dar. Die zwischen den Kantenverdickungen verlaufenden Membranteile sind von sehr verschieden gestalteten Porenkanälen durchsetzt. Namentlich auf den breiten Zellwandflächen sind sie langgestreckt und meist beiderseits zugespitzt; sie laufen quer zum größten Durchmesser der Zelle. Die ganze Zellwandarea durchsetzende oder gar verzweigte Tüpfel, wie sie Elfert (l. c., Taf. I, Fig. 1, 2) wiederholt abbildet, werden nie vorgefunden. Die kleineren Zellwandflächen (Fig. 45) sind hingegen mit weiten, oft isodiametrischen Tüpfeln, die schmalen (Fig. 46) mit sehr kleinen, oft einreihig angeordneten Poren versehen. Die kleinsten, an den beiden Enden der Zellenpolyeder befindlichen Flächen (Fig. 44, *Pw*), die man auf Tangentialschnitten durch den Kotyledo in der Flächenansicht (Fig. 47) zu sehen bekommt, weisen schwache Verdickungsleisten und sehr große Mannigfaltigkeit in der Betüpfelung auf. Hierzu sei noch bemerkt, daß nicht selten ein größerer Tüpfel teilweise (Fig. 44, T_1) unter die Kantenverdickung reicht und daß kleinere (T_2) von ihrem Saume völlig bedeckt werden.

Die Interzellularräume sind auch bei *Lupinus* mit einer gelblichen Substanz (Fig. 44, *Ic*) erfüllt, die während der Keimung verschwindet.

Bei länger andauernder Quellung in verdünnten wässerigen Farbstoffsolutionen läßt sich eine Differenzierung der Verdickungsschichten in eine minder dichte und schwächer tingierte proximale und in eine dichtere und auch stärker gefärbte distale Partie feststellen. Noch besser ist dies nach Erwärmung in einprozentiger Schwefelsäure (Fig. 49) zu beobachten. In starker Schwefelsäure lösen sich alle Schichten bis auf das zarte Gerüst der Mittellamellen (Fig. 48) auf.

Fig. 50 stellt den Zellwandquerschnitt aus einer Keimpflanze dar, deren Plumula zwischen den Kotyledonen eben hervorzutreten begann. Die dieses Stadium charakterisierenden Strukturen entsprechen den in Fig. 37 für *Tropaeolum* dargestellten. Auch hier gewinnt man den Eindruck, daß die Allöolysierung rascher

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

in radiärer als tangentialer Richtung fortschreitet. Die Struktur in der Allöolyse noch weiter vorgeschrittener Membranen und zwar in der Flächenansicht derselben bringt Fig. 51 zur Darstellung. Hierzu bemerke ich, daß die intakten, in der Zeichnung dunkel gehaltenen Membranpartien sich mit Hämatoxylin, das aus Kampescheholz unter Alaunzusatz frisch hergestellt worden war, nach vorheriger, kurz andauernder Quellung der Schnitte in zweiprozentiger Borsäure blauschwarz färbten und sich daher mit größter Deutlichkeit von den lichtblau tingierten allöolysierten Partien abhoben. Zwischen den charakteristischen langgestreckten Tüpfeln erscheinen die unveränderten Membranteile als unregelmäßig begrenzte Inseln *(IMp)*, an den Zellwandrändern, also in den Kantenverdickungen hingegen als unregelmäßig hin- und hergewundene, stellenweise verzweigte oder anastomosierende Fädchen. Auf dem betreffenden Stadium waren diese Gebilde bereits hie und da zu Punkten aufgelöst. Weiterhin werden auch die mittelständigen Inseln zu ähnlichen Fädchen aufgelöst, so daß nun die ganze Wand damit übersät erscheint. Schnitte durch die Membranen bieten daher wiederum die Ansicht von die ganze Membran durchquerenden Stäbchen dar, mit deren Hyalinisierung die Allöolyse zum Abschlusse gelangt. Zweifellos sind es diese länger zu beobachtenden stäbchenartigen Gebilde unmittelbar vor Abschluß der Allöolyse, die Elfert (10, p. 6) zu seinen nichts weniger als zutreffenden Folgerungen betreffs des Verhaltens der Membranen während der Keimung verleitet hatten, indem er das Auftreten der fraglichen Strukturen als einen von der Allöolyse völlig unabhängigen Differenzierungsvorgang der Membran auffaßte. Bei genauerer Untersuchung früherer Stadien hätte Elfert diesen Irrtum leicht vermeiden können.[1]

---

[1] Anmerkung. Zu Fig. 53 möchte ich noch bemerken, daß es mir mittels Chlorzinkjod gelang, in den Membranen Plasmodesmen (Strasburger, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. für wiss. Bot., 36. Bd., 1901, p. 503) zur Darstellung zu bringen. Letztere stellen sich anfänglich als hyaline, gelb gefärbte Fäden dar, die späterhin kurz vor ihrem Verschwinden als Punktreihen in Erscheinung treten. Der Verlauf der Plasmodesmen und der allöolytischen Strukturen der Membranen legt den Gedanken nahe, daß jene als Leitungsbahnen des die Zellwand lösenden Fermentes in analoger Weise

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die Zellwände von *Lupinus* besitzen nach zu Ende geführter Hyalinisierung ihrer Mittelschichten ein beschränktes Wachstumsvermögen. Eine weitere Resorption findet aber, wie zahlreiche aus abgefallenen und auch schon zum Teil vertrockneten Kotyledonen hergestellte Schnitte beweisen, nicht statt. In bezug auf diesen Punkt tritt Elfert (l. c.) mit Recht Nadelmann (8, p. 63) entgegen, der, wie dies gleichfalls von Elfert bereits hervorgehoben wurde, überhaupt keinerlei durch Allöolysierung bewirkte Struktur beschrieben hat. Es waren nämlich die von Nadelmann für *Lupinus* dargestellten Korrosionen nichts anderes als Durchschnitte schief orientierter getüpfelter Zellwände.

Unzweifelhaft handelt es sich auch bei anderen Leguminosen und zwar bei *Coulteria tinctoria* Kunth., für welche Godfrin (4, p. 68) »des stries radiales irrégulières qui indiquent une perte de substance« angibt und bei *Goodia lotifolia* Salisb., für deren Kotyledonen Nadelmann (8, p. 65) ebenfalls »das Auftreten von Korrosion und Rissen« beobachtet hat, um allöolytische Vorgänge.

Impatiens Balsamina L. Die Auflösungsweise der Verdickungen in den Wänden der epigäischen Kotyledonen dieser Pflanze hält Heinricher (6, p. 163 und 179) für ein Abschmelzen. Reiss identifiziert (7, p. 27 bis 29) den Resorptionsmodus mit dem von ihm für *Tropaeolum* beschriebenen. Seine Angaben treffen daher auch hier nicht ganz zu. Elfert (10, p. 21 bis 23) bestätigt im wesentlichen nur die Angaben Reiss'.

Die ersten Stadien des Lösungsprozesses unterscheiden sich nicht von denjenigen, die für die im vorangehenden behandelten Objekte ermittelt werden. Wenn Reiss und Elfert mitten in das Zellumen frei vorragende »Korrosionsstacheln« beschreiben und zeichnen, so beruht dies nur darauf, daß die Innenhaut sich von den Spitzen der hier (Fig. 52) wirklich meist stachelartig ausgebildeten Stäbchen mit Leichtigkeit bei der Schnittführung ablöst, worauf die wenig resistenten veränderten

---

in Anspruch genommen werden, wie dies bereits von Gardiner (12, p. 104 ff.) für Tamus dargelegt wurde.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Membranteile im Wasser verquellen. Reiss gibt übrigens an einer Stelle, nämlich in der zweiten Zelle der vorletzten Reihe seiner Fig. 7 *b*, ein völlig korrektes Bild des Anfangsstadiums der Allöolyse. Allerdings trifft die diesem Befunde durch Reiss gegebene Deutung nicht zu, was auch betreffs der von Elfert (10, Fig. 12) gegebenen Darstellung zu bemerken ist. Die Bildung länger andauernder Stäbchen wie bei *Clematis*, *Lupinus*, *Tropaeolum* u. a. unterbleibt. Nach völliger Allöolysierung fällt die Membran durch ihr sehr geringes Lichtbrechungsvermögen auf. Innenhäute und Mittellamellen sind daher jetzt deutlich zu beobachten.

Die Membranen erfahren nunmehr ein recht bedeutendes Flächenwachstum, wobei die Oberfläche des ausgewachsenen Keimblattes 40- bis 60mal größer wird, als die des ruhenden. Dieses Wachstum begleitet ein Aufbrauch der jetzt fast gallertigen, aus wasserreicher Substanz bestehenden Mittelschichten, so daß die Membran im Endstadium fast nur aus den Innenhäuten und Mittellamellen zu bestehen scheint. In diesem Stadium kann jedoch das Vorhandensein der Mittelschichten durch Anwendung von Quellungsmitteln nachgewiesen werden.

Überblickt man die Ergebnisse der vorangehenden Einzeldarstellungen, so gelangt man zur Einsicht, daß die Einteilungsversuche der Lösungsprozesse bei verschiedenen Samen, die von Reiss (7, p. 55, 56) und Elfert (10, p. 24, 25) unternommen worden sind, aus keineswegs zutreffenden Beobachtungen abgeleitet wurden; denn, von unwesentlichen Verschiedenheiten abgesehen, spielen sich diese Vorgänge auf die gleiche Art in den Endospermzellen und in dem Parenchym hypo- oder epigäer Kotyledonen ab. Zunächst findet nämlich die Allöolyse als erstes, hierauf oft auch noch die mehr oder minder vollständige Resorption der durch die vorausgehende Allöolyse veränderten Mittelschichten als zweites Stadium des Lösungsprozesses statt, während Mittellamellen und Innenhäute in nicht direkt nachweisbarem Grade in den Resorptionsvorgang einbezogen werden. Es entspricht demnach die Membranstruktur der untersuchten Reservestoffbehälter in dem Stadium, wo die

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Allöolyse jener zum Abschluß gelangt ist, derjenigen, die bereits 1885 Tangl für die späteren Keimungsstadien der Aleuronzellen des Gramineenendosperms nachgewiesen hat.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die Zellwandungen aller untersuchten Endosperme und Reservestoffe für die Keimung in der Membran speichernden Parenchyme von Kotyledonen bestehen aus einer Innenhaut, den Mittelschichten und der benachbarten Zellen gemeinsamen Mittellamelle.

2. Die Innenhäute kleiden stets auch die Tüpfelkanäle und -Schließhäute der hier untersuchten Zellen aus und sind als Ganzes isolierbar.

3. Die drei Komponenten der Zellwand weisen verschiedene chemische Beschaffenheit auf. Auch die Mittelschichten können aus chemisch differenten Lamellen bestehen.

4. Die Speicherung der für die Keimung bestimmten Reservestoffe in den Zellwandungen der Endosperme ist eine auch bei Dikotyledonen sehr verbreitete Erscheinung.

5. Die Lösung bei der Keimung betrifft immer nur die Mittelschichten oder nur einen Bestandteil derselben. Innenhäute und Mittellamellen bleiben stets erhalten und weisen keine direkt sichtbaren Veränderungen auch in dem Stadium der Erschöpfung der betreffenden Reservestoffbehälter auf.

6. Der Lösungsmodus ist in allen hier untersuchten Fällen im wesentlichen gleich.

7. Selbst bei vollständiger Resorption der Mittelschichten findet stets nur fraktionierte Lösung derselben statt.

8. Die Aufspeicherung von Reservestoffen in der Wand hebt deren Wachstumsfähigkeit nicht auf *(Lupinus, Impatiens)*.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, dem Herrn Professor Dr. Eduard Tangl, in dessen Institute ein Teil dieser Arbeit ausgeführt wurde, für die Anregung hierzu und das lebhafte Interesse an ihrem Fortgange meinen innigst gefühlten Dank zum Ausdrucke zu bringen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Literatur.

1. 1862. Sachs J., Zur Keimungsgeschichte der Dattel. — Botan. Zeitung p. 241 ff. 1 Taf.
2. 1863. Sachs J., Über die Keimungsgeschichte des Samens von *Allium Cepa*. — Botan. Zeitung p. 57 bis 69, 1 Taf.
3. 1866/7. Frank A. B., Über die anatomische Bedeutung und Entstehung der vegetabilischen Schleime. — Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. V, p. 161 bis 200. 2 Taf.
4. 1884. Godfrin I., Recherches sur l'anatomie comparée des Cotylédons et de l'Albumen. — Ann. des scienc. nat. 6. Sér. Tome 19, p. 1—158. 6 Taf.
5. 1885. Tangl Ed., Studien über die Endosperme einiger Gräser. — Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. 92, p. 72 bis 109. 4 Taf.
6. 1888. Heinricher E., Zur Biologie der Gattung *Impatiens*. — Flora, Bd. 1888, p. 163 bis 175 u. 179 bis 185. 1 Taf.
7. 1889. Reiss Rud., Über die Natur der Reservezellulose und über ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 7., p. 57. 1 Taf. — Inaug.-Diss. Univ. Erlangen. Berlin 1889.
8. 1890. Nadelmann Hugo, Über die Schleimendosperme der Leguminosen. — Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 21, 83 p. 3 Taf. — Inaug.-Diss. Univ. Erlangen. Berlin 1890.
9. 1894. Grüss J., Über die Einwirkung der Diastasefermente auf Reservezellulose. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 12. Gen.-Vers.-Heft, p. 60 bis 72. 2 Taf.
10. 1894. Elfert Theod., Über die Auflösungsweise der sekundären Zellmembranen der Samen bei ihrer Keimung. — Bibl. Botan. Bd. VI, 26 p. 2 Taf.
11. 1897. Grüss J., Über die Lösung und Bildung der aus Hemizellulose bestehenden Zellwände und ihre Beziehung zur Gummosis. — Bibl. Botan., Bd. VII, 15 p.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

12. 1898. Gardiner W., The histology of the cellwall, with special reference to the mode of connexion of cells. — Prelimin. communication. — Proceed. of R. Soc. of London. Vol. LXXII, p. 100—112.

Tafelerklärung.

Alle Figuren wurden mit Abbe's Zeichenapparat projiziert. Die Bedeutung der Zeichen erhellt aus folgendem:

Cq Allöolysierte Membranzylinder in der Flächenansicht der Zellwände.
Cs Allöolysierte Membranzylinder in der Seitenansicht (auf Membranschnitten).
Ct Allöolysierte Membranzylinder im Bereiche der Tüpfel.
Gr Grenzlinie zwischen allöolysierten und intakten Membranpartien.
H Allöolysierte Höfe um die Tüpfel.
Ih Innenhaut (Innenlamelle, Grenzhäutchen).
Is Interzellularsubstanz.
Ml Mittellamelle.
N Netzförmige Residuen der intakten Membranpartien.
Sl Stäbchen in der Längsansicht.
Sm Allöolysierte Säume.
Sq Stäbchen in der Flächenansicht der Zellwände.

Iris fragrans Salisb.

(Fig. 1 bis 9.)

Fig. 1. Anfangsstadium der Allöolyse in der Flächenansicht (Vergr. 750).
Fig. 2 und 3. Schnitte durch Membranen im Anfangsstadium der Allöolyse (Vergr. 750).
Fig. 4. Bildung von Höfen um die Tüpfel (Flächenansicht; Vergr. 500).
Fig. 5. Stäbchenbildung (links Flächen-, rechts Seitenansicht; Vergr. 500).
Fig. 6. Nicht allöolysierte Membranpartie, künstlich isoliert (Vergr. 500).
Fig. 7. Querschnitt durch die Wand im Stadium der Saumbildung (Vergr. 500).
Fig. 8. Das Grenzgebiet intakter und allöolysierter Membranpartien (Vergr. 500).
Fig. 9. Endstadium der Resorption (Vergr. 400).

Asparagus officinalis L.

(Fig. 10 bis 12.)

Fig. 10. Stäbchenbildung (Vergr. 500).
Fig. 11. Das Grenzgebiet hyaliner und intakter Membranpartien (Vergr. 500).
Fig. 12. Hofbildung (Flächenansicht; Vergr. 500).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Phoenix dactylifera L.

(Fig. 13 bis 23.)

Fig. 13. Anfangsstadium der Allöolyse (Flächenansicht; Vergr. 750).
Fig. 14. Partie an der Grenze hyaliner und intakter Membranteile (Vergr. 750).
Fig. 15. Hofbildung (Vergr. 750).
Fig. 16. Beginn der Stäbchenbildung (Vergr. 750).
Fig. 17. Schnitt durch die Membran mit ausnahmsweise regelmäßiger Ausbildung der Stäbchen (Vergr. 500).
Fig. 18. Unregelmäßige Ausbildung der Stäbchen (Vergr. 500).
Fig. 19 und 20. Saumbildung (Vergr. 500).
Fig. 21. Schichtung der Membran nach Abschluß der Allöolyse (Vergr. 500).
Fig. 22. Membran mit gallertigen Mittelschichten (Vergr. 500).
Fig. 23. Totalansicht einer isolierten Innenlamelle (Vergr. 500).

Anthericum liliastrum L.

Fig. 24. Stäbchenbildung (Vergr. 500).

Funkia lancifolia Spreng.

Fig. 25. Künstlich isolierte Stäbchen (Flächenansicht der Membran; Vergr. 500).

Clematis iubata Bisch.

(Fig. 26 bis 29.)

Fig. 26. Zelle aus ruhendem Endosperm nach Behandlung mit Hämatoxylin (Vergr. 500).
Fig. 27. Flächenansicht einer Membran im Zustande der Bildung netzartiger Residuen (Vergr. 500).
Fig. 28. Membran mit Stäbchendifferenzierungen (Vergr. 750).
Fig. 29. Zelle nach Abschluß der Allöolyse (Vergr. 500).

Viburnum opulus L.

(Fig. 30 und 31.)

Fig. 30. Flächenansicht einer Endospermwand im Stadium weiter vorgeschrittener Allöolyse (Vergr. 500).
Fig. 31. Fast vollständig allöolysierte Membran in der Flächenansicht (Vergr. 500).

Tropaeolum majus L.

(Fig. 32 bis 43.)

Fig. 32. Eine Zelle aus dem Parenchym ruhender Kotyledonen (Vergr. 500).
Fig. 33. Membranpartie nach Behandlung mit Chlorzinkjodlösung (Vergr. 500).
Fig. 34. Membranpartie nach Behandlung mit Glyzerin (Vergr. 500).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Fig. 35. Das früheste Stadium der Allöolyse in der Flächenansicht (Vergr. 750).
Fig. 36. Hof- und Netzbildung (Vergr. 750).
Fig. 37 bis 42. Stäbchenbildung (Vergr. 750).
Fig. 43. Fast völlig erschöpfte Membranpartie. Flächenansicht einer vom ausgeweiteten Interzellularraum umschlossenen Zellwand (Vergr. 500).

Lupinus albus L.

(Fig. 44 bis 51.)

Fig. 44. Eine Zelle aus dem ruhenden Kotyledo (Vergr. 500).
Fig. 45. Zellwand mit isodiametrischen Tüpfeln (Vergr. 500).
Fig. 46. Sehr schmale Zellwand mit einreihig angeordneten Tüpfeln (Vergr. 500).
Fig. 47. Eine der kleinsten Zellwände (*Pw*, Fig. 44) in der Flächenansicht nach Behandlung mit Hämatoxylin (Vergr. 750).
Fig. 48. Mittellamellengerüst nach Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure (Vergr. 500).
Fig. 49. Membranpartie nach Erwärmung in einprozentiger Schwefelsäure (Vergr. 500).
Fig. 50. Stäbchenbildung (Vergr. 750).
Fig. 51. Zellwand im Stadium weit vorgerückter Allöolyse in der Flächenansicht (Vergr. 750).

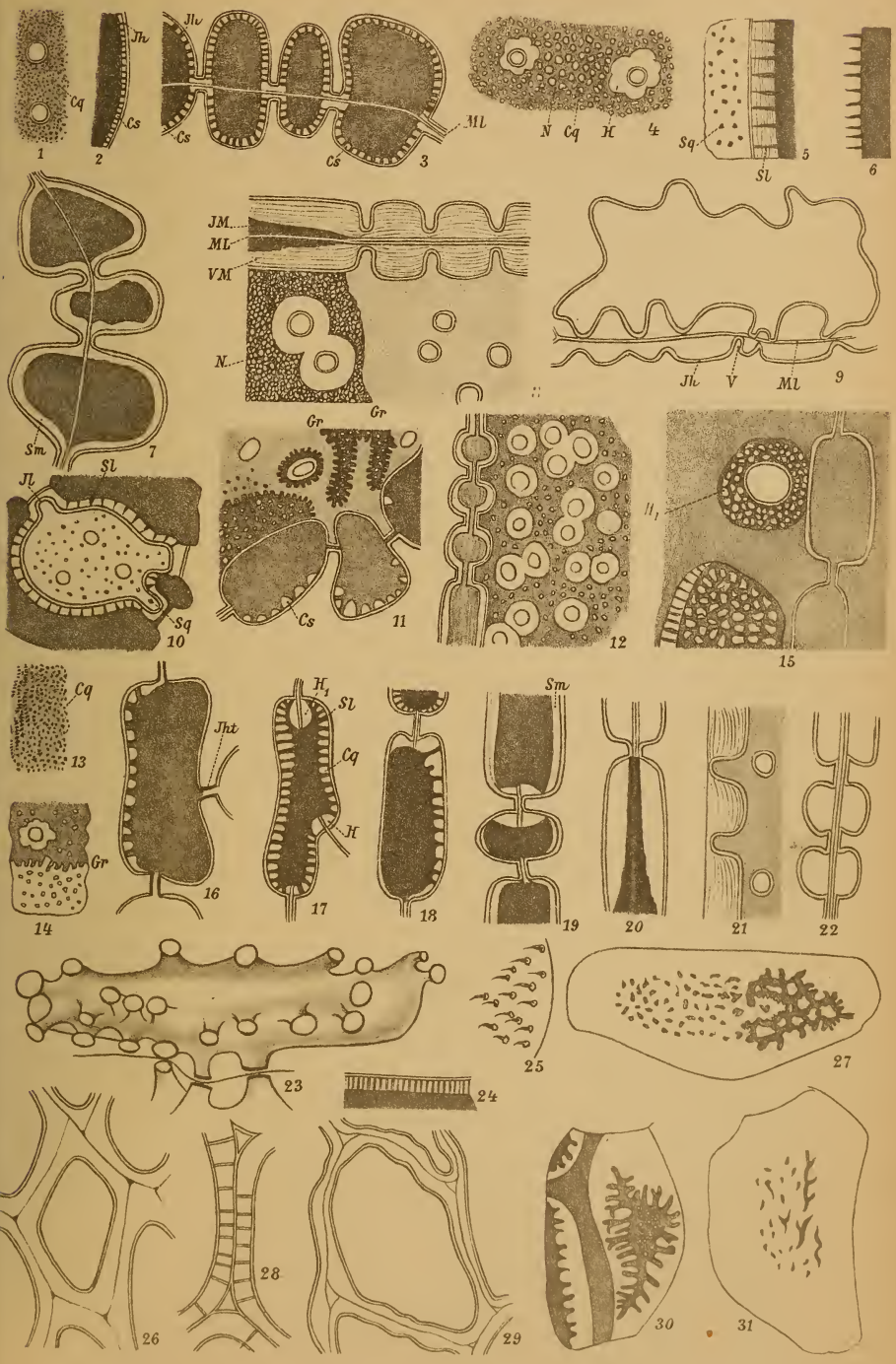
Impatiens Balsamina L.

Fig. 52. Stäbchenbildung (Vergr. 500).

Lupinus angustifolius L.

Fig. 53. Plasmodesmen auf Membranschnitten und in der Flächenansicht (Vergr. 500).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Ad nat. del. autor.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ad nat. del. autor.